云 南 植 物 研 究 1992; **14** (2): 157—163
Acta Botanica Yunnanica

海南岛若干落叶树木有功能韧皮部的季节变化*

吴继林　　郝秉中

(华南热带作物科学研究院，海南儋县 571737)

摘要　用显微技术研究了海南岛天然分布和引种的 23 种落叶树木次生韧皮部的季节发育。结果表明，16 种树木在落叶期保持着大部分或相当大一部分有功能的韧皮部，其余 4 种树木的韧皮部在落叶期全部失去功能。不同树木有功能韧皮部的这种变化可能与它们的分布区有一定联系；虽然有例外，但一般说来，仅分布于热带的树木无叶期有功能韧皮部保持得比较完好，而那些分布区包括热带和亚热带或温带的树木有功能韧皮部在无叶期大部或全部失去功能。

关键词　热带树木；韧皮部

SEASONAL CHANGES OF FUNCTIONAL PHLOEM OF SOME DECIDUOUS TREES ON HAINAN ISLAND

WU Ji-Lin，HAO Bing-Zhong

(*South China Academy of Tropical Crops,* Danxian, Hainan 571737)

Abstract　The seasonal development of secondary phloem of 23 species of deciduous trees distributed naturally or introduced on Hainan Island in tropical area of China was studied using microscopy. The functional phloem thickness in main trunk and branchlet of 6 species of the trees werc determined systematically and for the rest trees a comparision of functional phloem thickness in main trunk was made between leaf-absent and leaf-bearing period. According to the characteristics of phloem development in main trunk of the trees studied, they can be divided into three groups. The trees in the first group have a functional phloem in leaf-absent period with a thickness over 70% as that in leaf-bearing period. These trees include systematically determined 6 species and the other 10 species all of which are distributed only in tropical areas except *Rhus succedanea* L. Mant. which is distributed in both tropics and subtropics. The trees in the second group have a functional phloem in leaf-absent with a thickness about half as that in leaf-bearing period. These trees include 3 species, *Gmelina arborea* Roxb. being distributed in tropics only and *Sapium sebiferum* (L.) Roxb. and *Aleurites montana* (Lour) Wils. in both tropics and subtropics. These trees in the third group have no functional phloem in

1991年3月收稿，同年5月定稿。

* 国家自然科学基金资助项目。

leaf–absent period. These trees include *Celtis sinensis* Pers., *Liquidambar formosana* Hance, *Melia azedarach* L. and *Comptotheca acuminate* Decne. and they are distributed from tropics to subtropics or temperate zone. These facts suggest that general speaking the trees distribated only in tropics keep more perfect functional phloem in leaf–absent period and most or all of the functional phloem becomes nonfunctional in leaf–absent period in the trees distributed from tropics to subtropics or temperate zone.

Key words Tropical trees; Phloem

关于热带树木次生韧皮部的季节发育，自本世纪70年代以来才引起少数研究者的注意[1—5]。海南岛地处热带北缘，具有丰富的热带林业资源。热带落叶树次生韧皮部季节发育的研究，对了解这些树木的结构和功能，以及它们对热带环境条件的适应性，都是很重要的。本文报道海南岛天然生长和引种的23种树木次生韧皮部季节发育的研究结果。

材料和方法

研究的树木见图1和表1。这些树木都栽培在海南岛儋县本研究院植物园内。对6种树木（图1）根据其物候变化每隔1—2月从主干和2年生枝条采取树皮标本。对另外17种树木（表1）在无叶期和着叶期从主干采取树皮标本；着叶期标本一般在8—9月树木生长旺盛时采取。主干树皮标本在距地面1.5m高处用0.6cm直径的打孔器采取。

标本用福尔马林–冰醋酸–50%乙醇（5：5：90）或80%乙醇固定。制备石腊切片用铁巩苏木精染色，或制备冰冻切片。为了显示筛板上的胼胝体，切片用溴酚蓝染色，在光学显微镜下观察[6]，或用苯胺蓝染色后在荧光显微镜下观察[7]。

有功能韧皮部的厚度等于形成层至韧皮部中筛管形成固定胼胝体处的距离，用树皮切片在显微镜下测定。

观察结果

1. 6种重要热带季雨林树木次生韧皮部的季节发育

测定了6种树木有功能韧皮部厚度在一年中的变化，并将其与树木的物候（叶子形成和脱落）和当年的气候对照，结果表示在图1中。这些树木都是海南岛重要的热带季雨林树种[8]。

海南岛儋县地区属于热带季风气候，有明显的旱季和雨季，同时低温与旱季、高温和雨季相结合。与此相适应，这里研究的落叶树木大多数都在旱季落叶。值得注意的是，虽然旱季一般长达5个月，但是这些树木的无叶期都很短（图1）。海南榄仁和香榲无叶期约为4周，木棉、厚皮树和降香黄檀7—8周；它们都在旱季的后半期落叶。此外菲律宾合欢在旱季末期才落叶，无叶期约10周，雨季开始一个多月后才开始长新叶。

从图1看到，这些树木树干有功能韧皮部的厚度随着物候变化有些改变，但是在整年都保持着相当大量的有功能韧皮部。无叶期有功能韧皮部的厚度比着叶期减少；6

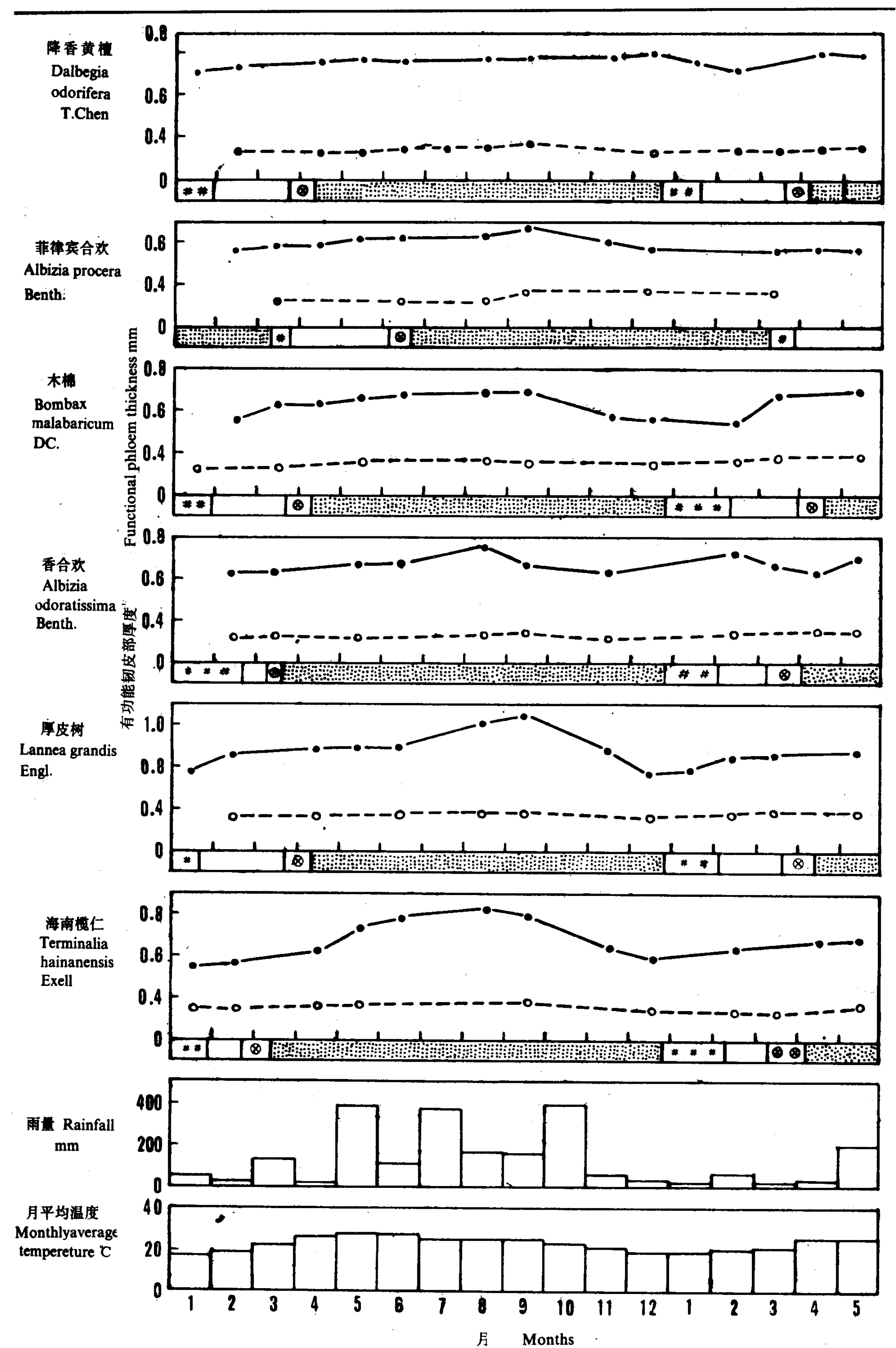


图 1. 海南岛 6 种树木有功能韧皮部厚度在一年中的变化（1989—1990）

Fig.1 Changes of functional phloem thickness at various times of the year (1989—1990) of 6 species of trees on Hainan Island.

·—· 树干 Main trunk, —— 小枝 Branchlet.

物候 Phenophases: ▦着叶 Leaf–bearing, 井落叶 Leaf–fall, □无叶 Leaf–absent, ⊗ 萌芽—展叶 Bud break–leaf extension

种树木有功能韧皮部的无叶期最薄时为着叶期最厚时的 70—90%。图版 I 图 1—2 表示海南榄仁树干着叶期和无叶期有功能的韧皮部。

6 种树木 2 年生枝条有功能韧皮部的厚度比树干的小得多，它们在一年中的变化也很少，在无叶期保持着与着叶期差不多相同厚度的有功能韧皮部。

无叶期有功能韧皮部的筛管不被固定胼胝体堵塞，当这些筛管受损伤时，能够正常地形成大量胼胝体，表明这些筛管确实是生活的[4]。图版 I 图 3—4 表示海南榄仁无叶期树干人为造成伤口时韧皮部形成胼胝体的情况。

2. 若干树种无叶期和着叶期有功能韧皮部厚度的比较

对 17 种树木树干无叶期和着叶期有功能韧皮部的厚度进行了测定，结果见表 1。

表 1. 海南岛若干树木树干着叶期和无叶期有功能韧皮部的厚度

Table 1. Functional phloem thickness in main trunk in leaf–bearing and leaf–absent period of some trees on Hainan Island

种 名	有功能韧皮部厚度 (mm ± 标准差)		(1)/(2) (%)	测定株数	科 名	分 布[1)]
	(1)无叶期	(2)着叶期				
安心树 *Terminalia arjuna* Wight & Arn.	0.54 ± 0.18	0.48 ± 0.11	113	5	使君子科 Combretaceae	古巴引种
大花紫薇 *Lagerstroemia speciosa* (Linn) Pres.	0.63 ± 0.32	0.58 ± 0.14	109	4	千屈菜科 Lythraceae	热带亚洲
野漆树 *Rhus succedanea* Linn. Mant.	0.25	0.25	100	1	漆树科 Anacardiaceae	我国西南、中南和东部。印度、马来西亚和日本
墨西哥椿 *Cetrela mexicana* M. Roen.	1.50	1.53	98	2	楝科 Meliaceae	古巴引种
吉贝 *Ceiba pentandra* (Linn.) Gaertn.	0.88 ± 0.18	0.93 ± 0.21	94	5	木棉科 Bombacaceae	原产热带美洲
榄仁树 *Terminalia* catappa Linn.	0.68 ± 0.08	0.73 ± 0.16	93	5	使君子科 Combretaceae	原产马来半岛
雨树 *Samapea saman*	1.58 ± 0.11	2.06 ± 0.71	77	5	含羞草科 Mimosaceae	斯里兰卡引种
印度紫檀 *Pterocarpus indicus* Willd	0.48 ± 0.10	0.67 ± 0.10	72	5	蝶形花科 Papilionaceae	印度引种
山牡荆 *Vitex quinata* (Lour.) Will	0.65	0.90	72	1	马鞭草科 Verbenaceae	海南本地种
楹树 *Albizzia chinensis* (Osbeck) Merr.	0.75	0.95	79	2	合羞草科 Mimosaceae	我国福建、广东、湖南、广西和云南热带亚洲

续　表1

种　名	有功能韧皮部厚度 (mm±标准差)		(1)/(2) (%)	测定株数	科　名	分　布[1)]
	(1)无叶期	(2)着叶期				
滇石梓 *Gmelina arborea* Roxb.	0.50±0.13	0.85±0.20	59	5	马鞭草科 Verbenaceae	我国云南和海南、东南亚
乌桕 *Sapium sebiferum* (L.) Roxb.	0.25	0.50	50	1	大戟科 Euphorbiaceae	我国东南和西南、日本和印度
木油桐 *Aleurites montana* (Lour.) Wils	0.38±0.06	0.95±0.11	40	5	大戟科 Euphorbiaceae	我国西南至东南、越南
朴树 *Celtis sinensis* Pers.	0	0.36±0.09	0	4	榆科 Ulmaceae	我国长江以南、朝鲜、日本
苦楝 *Melia azedarach* L.	0	0.51±0.19	0	4	楝科 Meliaceae	东南亚、温带地区常有栽培
枫香树 *Liquidambar formosana* Hance	0	0.37±0.15	0	3	金楼梅科 Hamamelidaceae	我国秦岭、淮河以南、朝鲜南部和越南北部
喜树 *Camptotheca acuminate* Decne.	0	0.27±0.07	0	4	蓝果树科 Nyssaceae	我国长江以南

1) 根据文献[8]

从表1看到，安心树等10种树木无叶期有功能韧皮部的厚度为着叶期的70%以上；这与前面描述的6种树木相似。滇石梓等3种树木无叶期有功能韧皮部的厚度为着叶期的50%左右。朴树等4种树木无叶期没有有功能的韧皮部；其中包括海南岛广为栽培的苦楝。苦楝无叶期和着叶期韧皮部的情况表示如图版Ⅰ：5—8。

讨　论

关于树木韧皮部的季节发育问题，对北温带双子叶树木已作过较多研究[9—12]，结果表明这些树木韧皮部的发育有明显的季节性。这种季节性的突出表现是，有功能的韧皮部只存在一个生长季；筛分子在春天形成后，往往到秋天就失去功能而死亡。在热带树木方面，主要研究过少数落叶树木；它们生长在具有明显旱季和雨季的地区，落叶发生在旱季。这些热带树木韧皮部的发育与当地气候条件相对应也表现年周期变化，但是在不同树木中差别很大。有些热带树木类似于温带树木，其筛分子在无叶期失去功能；这类树木有尼日利亚的 *Ricinodendron heudelolotii* (Baill) Pierre ex Pax 和 *Tectona grandis* Linn. f. (引种)[1]。此外，印度的 *Grewia tiliaefolia* Roxb. 在无叶期筛管被胼胝体堵塞，但其中一部分筛管在第二年新叶生长时恢复活动[3]。有些热带树木与温带树木不同，它们整年都保持着大量有功能的筛分子；这类树木有尼日利亚的 *Holarrhena floribunda* (G.Don.) Dur & Schinz、*Bombax buonopozense* P.Beauv. 和 *Albizzia adianthifolia* (Schum.) W. F. Wight,[1]，印度的 *Dalbergia sissoo* Roxb.[4]

和我国海南岛栽培的 *Hevea brasiliensis* Muell. Arg.[5]。各种情况都有一些例子，很难从这些资料概括热带树木的特点。

我们的研究提供了热带落叶树木韧皮部季节发育的比较丰富的资料。海南岛儋县属于热带落叶季雨林植被生长地区[8]。在我们观察的生长在这里的23种树木中，虽然它们韧皮部的发育有一些差别，但大多数在无叶期保持着相当大一部分有功能的韧皮部(图1和表1)。这与一般温带树木在无叶期韧皮部都失去功能成显明对比，因此，看来这是热带落叶树木韧皮部发育的一般特征。

对海南岛这些树木的进一步分析，表明它们韧皮部发育的不同特点，可能与其分布区有一定联系。对观察的23种树木，根据有功能韧皮部厚度年变化的特点可以分为三组。第一组树木无叶期有功能韧皮部厚度占着叶期的70%以上，属于这一组的树木包括系统观察的6种树木和另外10种树木，共16种树木。这些树木都只分布于热带地区，仅野漆树例外，其分布区包括亚热带地区。第二组树木无叶期有功能韧皮部的厚度明显减少，只有后者的50%左右；属于这一组的树木有3种：滇石梓、乌桕和木油桐。其中除滇石梓自然分布于热带地区外，另两种分布区都包括亚热带地区。第三组树木无叶期韧皮部全部失去功能；属于这一组的树木包括朴树等4种。这些树木的分布区都包括亚热带或温带地区。总之，虽然有若干例外，但一般说来，只分布于热带的树木无叶期有功能韧皮部保持得比较完好，而那些分布区包括亚热带或温带地区的树木韧皮部在无叶期大部或全部失去功能。同时，我们也不应忽视那些例外，它们不但存在于我们研究的海南树木中，还包括前面提到的尼日利亚和印度的 *Ricinodendron heudelotii* 等几种树木。这表明树木韧皮部发育对季节变化的反应方式是多样的。此外，我们假定，某些生长在热带的树木可能并不真正起源于热带，因而它们韧皮部的发育不同于一般的热带树木。

参考文献

〔1〕 Lawton J R, Lawton J R S. Seasonal variations in the secondary phloem of some forest trees from Nigeria. *New Phytol* 1971; **70**: 187—196

〔2〕 Ghouse A K M, Hashmi S. Seasonal production of secondary phloem and its longevity in *Mimusops elengi* L. *Flora* 1980; **170**: 175—179

〔3〕 Deshpande B P, Rajendrababu T. Seasonal changes in the structure of the secondary phloem of *Grewia tiliaefolia*, a deciduous tree from India. *Ann Bot* 1985; **56**: 61—71

〔4〕 Yunus M. Longevity of secondary phloem in *Dalbegia sissoo* Roxb. (Leguminosae). *Brenesia* 1983; **21**: 403—408

〔5〕 吴继林，郝秉中. 巴西橡胶树形成层活动和次生韧皮部发育的季节变化. 植物学报 1986; **28** (2): 156—160

〔6〕 郝秉中，吴继林. 巴西橡胶树有输导功能的韧皮部与采胶的关系. 植物学报 1980; **22** (3): 227—231

〔7〕 Jensen W. A. Botanical histochemistry. San Francisco, London: W H Freeman & Company, 1962: 203—204

〔8〕 华南植物研究所. 海南植物志1—4卷. 北京：科学出版社，1964—1977

〔9〕 Srivastava L M. Anatomy, chemistry, and physiology of bark. *Inter Rev Forestry Res* 1964; **1**: 203—277

〔10〕 Zimmerman M H. Transport in the phloem. In: Zimmerman M H, Brown C. L. eds. Trees, structure and function. New York: Academic Press, 1974: 221—279

〔11〕 Easu K. Anatomy of seed plants, 2 ed. New York, London: John Wiley & Sons, 1977: 179—180

〔12〕 Lamoureux C H. Phloem tissue in angiosperms and gymnosperms. In: Aronff S, Dainty J, Gorham P R. et al. eds. Phloem transport. New York, London: Plenum Press, 1974: 1—10

图版说明

图版 I

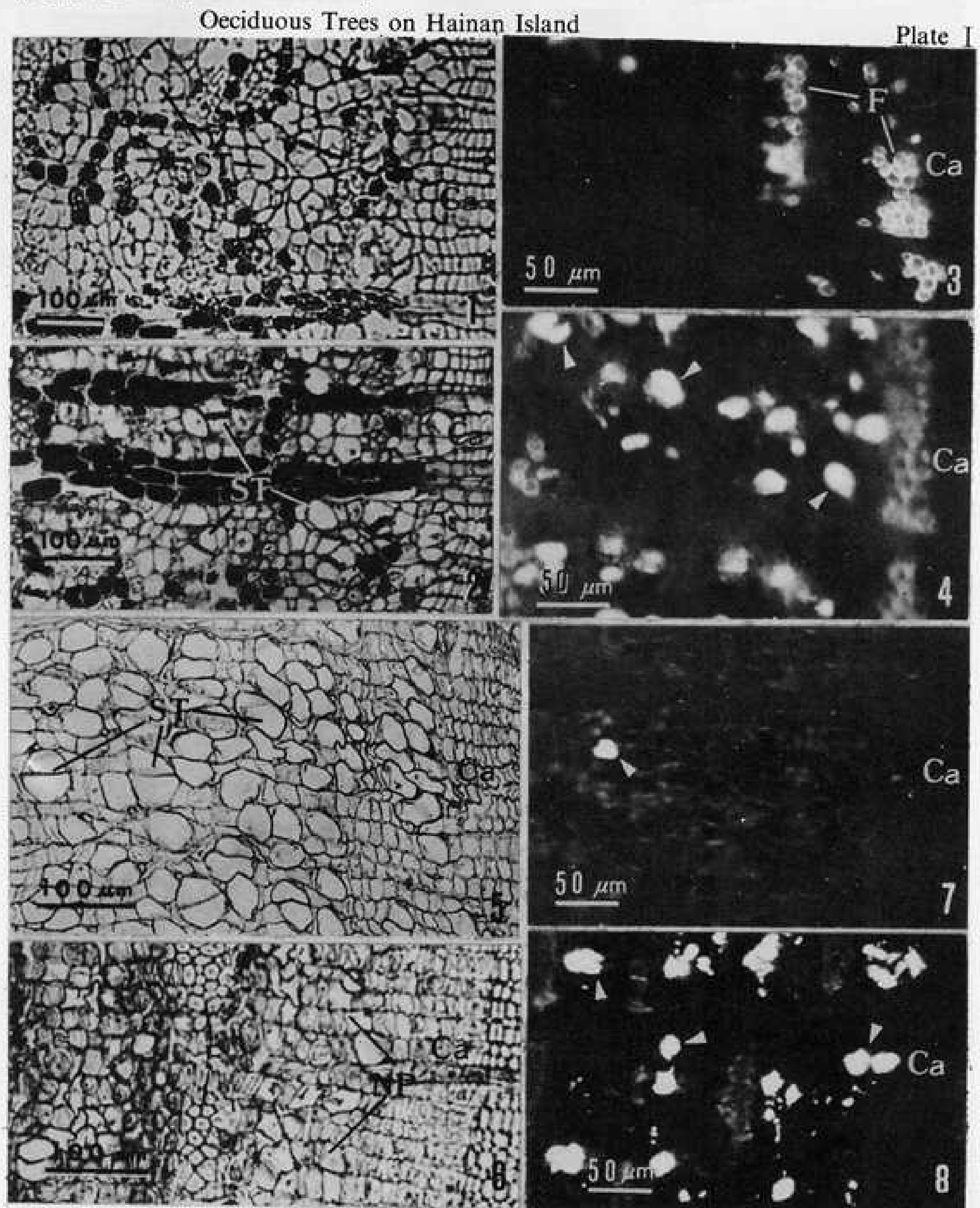
Ca，形成层；F，纤维；NP，无功能韧皮部；ST，筛管。1—4. 海南榄仁树干韧皮部横切面。福尔马林–冰醋酸–乙醇固定标本。1. 着叶期有功能韧皮部，注意其中的筛管（ST）；2. 无叶期有功能韧皮部，注意其中的筛管（ST）；3. 无叶期有功能韧皮部。切片用苯胺蓝染色，荧光显微镜照相。注意无固定胼胝体。4. 无叶期机械损伤伤口旁边的韧皮部。切片用苯胺蓝染色，荧光显微镜照相。注意形成的伤害胼胝体（箭头）。5—8. 苦楝树干韧皮部横切面。80%乙醇固定的标本；5. 着叶期有功能韧皮部，注意其中的筛管（ST）。6. 无叶期韧皮部。挨近形成层（Ca）处无功能韧皮部（NP）中的筛管已陷缩。7. 着叶期有功能韧皮部。切片用苯胺蓝染色，荧光显微镜照相。固定胼胝体（箭头）出现在远离形成层（Ca）处。8. 无叶期韧皮部。切片用苯胺蓝染色，荧光显微镜照相。固定胼胝体（箭头）出现在挨近形成层（Ca）处。

Explantation of plate

Plate I

Ca, Cambium; F, Fibre; NP, Nonfunctional Phloem; ST, Sieve Tube.

1—4. Phloem transections of main trunk of *Terminalia hainanensis* from the samples fixed in formalin–acetic acid–ethanol. 1. Functional phloem in leaf–bearing period. Note sieve tubes (ST). 2. Functional phloem in leaf–absent period. Note sieve tubes (ST). 3. Functional phloem in leaf–absent period. Fluorescence micrography of aniline–blue–stained section. Note no difinitive callose. 4. Phloem in leaf–absent period near the wound caused by mechanical damage. Fluorescence micrograph of aniline–blue–stained section. Note wound callose (arrowheads). 5—8. Phloem transections of main trunk of *Melia azedarach* from the samples fixed in 80% ethanol. 5. Functional phloem in leaf–bearing period. Note sieve tubes (ST). 6. Phloem in leaf–absent period. Sieve tubes collapsed in nonfunctional phloem (NP) next to cambium (Ca). 7. Functional phloem in leaf–bearing period. Fluorescence micrograph of aniline–blue–stained section. Definitive callose (arrowhead) appearing in the region far from cambium (Ca). 8. Phloem in leaf–absent period. Fluorescence micrograph of aniline–blue–stained section. Defintive callose (arrowheads) appearing in the region next to cambium (Ca).



See explanation at the end of text